

О. В. ТОВМАСЯН

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ДВУХ ОПЫЛИТЕЛЕЙ У КУКУРУЗЫ

Вопрос о возможности оплодотворения яйцеклетки несколькими спермиями привлекает к себе внимание биологов, практиков растениеводства и животноводства как у нас, так и за рубежом.

При оплодотворении растений можно получить организмы с двойственной наследственностью (материнской и отцовской), которая обуславливает как большую жизнеспособность организмов, так и хорошую приспособленность их к условиям жизни.

В процессе оплодотворения мужские элементы влияют не только на зародыш, но и на различные части материнского организма. По этому поводу Ч. Дарвин [1] пишет, что пыльца растений одного вида или разновидности, перенесенная на женские органы другой формы, иногда вызывает изменение оболочек семян завязи или плода. Изменениям подвергаются или все семена, или часть семян завязи. Эти явления по Ч. Дарвину имеют большое физиологическое значение.

На основе своих теоретических обобщений по гибридизации И. В. Мичурин [5] указывает на биологическую роль смеси пыльцы для потомства. В своей практической деятельности И. В. Мичурин неоднократно использовал смесь пыльцы для выведения новых сортов плодово-ягодных культур.

Развивая теоретические положения И. В. Мичурина, Т. Д. Лысенко [4] указывал на процесс оплодотворения, как на процесс создания разнокачественности и противоречивости живого тела.

За последнее время проблема оплодотворения широко разрабатывается многими исследователями и, несмотря на это, в области множественного оплодотворения есть еще много не разрешенных и не исследованных вопросов.

Цель нашей работы — дальнейшее изучение наследования признаков двух отцовских форм у кукурузы в результате опыления смесью пыльцы.

Экспериментальные работы проводились в Институте генетики АН СССР в 1954 и 1955 гг. Материнской формой был взят сорт Стерлинг, который относится к группе белой зубовидной кукурузы. Початок Стерлинга крупный, цилиндрический, слабоконусовидной формы, стержень початка белый. Растения высокорослые (до 200–225 см) вызревают во второй половине сентября.

В качестве опылителей были использованы сорта кукурузы, резко отличающиеся по окраске и консистенции зерна, для того чтобы

легче было обнаружить признаки двух опылителей в потомстве одного гибридного зерна, полученного при опылении смесью пыльцы. Для этого были взяты сорта: Румынская желтая, Миннесота 13, Венгерская черная и Сахарная черная.

Румынская желтозерная, кремнистого типа, получена из Румынии в 1950 году, початок мелкий, сорт бело-стержневой, высота растений достигает до двух метров, вызревает в конце августа. Миннесота 13 относится к типу зубовидной красно-стержневой кукурузы, зерно желтое, зубовидное с гладкой ямочкой, высота растений 220 см, вызревает в конце сентября. Сорт Венгерская черная относится к типу бело-стержневой крахмалистой кукурузы: зерно темно-фиолетовой окраски с белым эндоспермом, вызревает в первой половине сентября. Два последних сорта получены из Киевского ботанического Института АН УССР. И наконец, Сахарная черная кукуруза получена из ВИР^{*}, сорт позднеспелый, созревает в конце сентября.

Материнские и отцовские растения в предыдущем году опылялись в пределах сорта. Семена, полученные от такого опыления и взятые как исходный материал, в нашем опыте были типичные для данного сорта, что указывает на чистоту взятых для эксперимента сортов.

Из приведенного краткого описания сортов кукурузы видно, что родительские формы прежде всего отличаются по окраске зерна. Это дает возможность легко проследить наследование этих признаков в потомстве.

Скрещивания проводились в следующих комбинациях:

Материнский сорт Стерлинг × Румынская желтая + Венгерская черная.

Материнский сорт Стерлинг × Миннесота 13 + Сахарная черная^{*}.

Контрольные (парные) скрещивания:

Материнский сорт Стерлинг × Румынская желтая

• • • × Миннесота 13

• • • × Венгерская черная

• • • × Сахарная черная

Метелки кукурузы изолировались в начале их выбрасывания. Початки изолировались несколькими днями позже, до выбрасывания нитей. Опыление початков проводилось на 3-й—4-й день после появления рылец.

Смеси пыльцы составлялись из равных объемов от каждого отцовского опылителя. Смесью пыльцы была нанесена на рыльце однократно (дополнительное опыление не проводилось). Опыляли обильно в утренние часы. Початки оставались изолированными до полного созревания. Необходимо отметить, что во всех комбинациях скрещивания на каждом растении были оставлены для опыта только по одному верхнему початку, как наиболее крупные и раносозревающие.

* Знак + означает смесь пыльцы двух отцовских сортов, участвующих в скрещивании

В период вегетации проводились наблюдения за ростом и развитием растений. После уборки и просушки початков гибридные зерна от каждой комбинации скрещивания были разделены на отдельные фракции по окраске зерна.

В год скрещивания в вариантах опыта, где материнский сорт Стерлинг был опылен только одним отцовским сортом, развились початки, в основном, с окрашенными зернами* (от 94,1% до 99,9%). Кроме того, на этих же початках имелись и белые зерна материнского типа (от 5,9% до 0,2%).

При опылении белозерного сорта кукурузы Стерлинг смесью пыльцы в обоих вышеуказанных комбинациях скрещивания в год опыления получается окрашенных зерен 70,5—83,7%, а белых зерен с неизменной окраской эндосперма 29,5—16,3%.

Следует отметить, что интенсивность окраски зерна на разных початках бывает разной. Особенно ярко это видно в случае скрещивания белого зубовидного сорта Стерлинг с желтозерными сортами Румынская желтая и Миннесота 13, где наблюдается целая серия переходных форм по окраске зерна от бледно-желтого до интенсивно-желтого.

В варианте скрещивания, где материнский сорт белозерный — Стерлинг, а отцовские сорта Венгерская черная и Сахарная черная также образуются початки серые, дымчатые, интенсивно-фиолетовые, черной окраски и т. д.

В результате приведенного опыта можно сказать, что при опылении смесью пыльцы двух сортов белых зерен „материнского типа“ развивается гориздо больше, чем при опылении пыльцой одного сорта.

Таблица 1
Результаты анализа гибридных зерен в год скрещивания (первое поколение)

Материнская форма	Отцовские формы	Всего зерен	В том числе		% зерен	
			окрашенных	материнского типа	окрашенных	материнского типа
Стерлинг (белая)	Румынская (желтая)	1218	1216	2	99,8	0,2
•	Миннесота 13 (желтая)	1596	1596	0	100,0	0
•	Венгерская черная	1235	1162	73	94,1	5,9
•	Сахарная черная	1394	1372	22	98,4	1,6
•	Румынская желтая + Венгерская черная	2646	1866	780	70,5	29,5
•	Миннесота 13 + Сахарная черная	3040	2391	649	78,7	21,3

* Окраска гибридных зерен в каждом контрольном варианте соответствовала окраске зерен отцовского сорта.

На следующий год, с целью изучения генетической природы этих зерен „материнского типа“, полученных в год скрещивания, были посеяны белые зерна из вариантов от опыления смесью пыльцы. Развившиеся в них растения были инцухтированы. В результате этого получено 10 початков, из них 6 были гибридными (14,8% зерен желтых и 85,2% белых), а 4 початка с чисто белыми зернами. Это объясняется, на наш взгляд, тем, что зерна с неизменной окраской эндосперма могут иметь гибридный зародыш.

О генетической природе „материнских зерен“ с неизменной окраской эндосперма, в литературе существует ряд объяснений.

Одно из объяснений—это партеногенетическое образование семян, т. е. без участия отцовской пыльцы.

На основании наших экспериментов можно заключить, что зерна, которые в литературе обычно называют материнскими, действительно являются гибридными и образуются в результате участия в оплодотворении пыльцы двух отцовских форм.

О гибридном, а не партеногенетическом происхождении этих семян свидетельствует тот факт, что „белые зерна“, полученные в год скрещивания от опыления смесью пыльцы, как видно из изложенных выше данных, в потомстве дали разнообразие по окраске.

На подобные факты указывает и А. Б. Саламов [6], когда, при опылении белой кукурузы смесью пыльцы желтой и синей, он до 40—50% гибридных зерен получил совершенно белые, хотя при опылении белой кукурузы порознь желтой и синей кукурузой почти все гибридные зерна бывают окрашенными. Аналогичный результат был получен А. А. Егикян [2].

В одном из наших опытов [3] белозерные сорта кукурузы были оставлены на свободное межсортовое переопыление. На участке имелось ряд гибридных форм с окрашенными зернами. Фенологические наблюдения, сравнения среднего веса зерен и ряд других показателей, привели нас к выводу о том, что зерна внешне не измененные являются гибридными.

Растения, полученные из зерен от свободного межсортового переопыления, были более мощные, высокорослые, скороспелые и урожайные, чем растения, полученные из семян этого же сорта, но при опылении в пределах сорта.

Таким образом, гипотеза получения „материнских форм“ партеногенетическим способом нам кажется неприемлемой.

Некоторые авторы считают, что так называемые „материнские формы“ возникают в результате занесения пыльцы своего сорта. Мы считаем, что такие случаи возможны, но в данном конкретном опыте это исключается и не только чистотой нашей работы, но и тем, что при посеве семян с неизменной окраской эндосперма (белых) в потомстве помимо зерен материнского типа образуются и окрашенные зерна (табл. 2).

Для получения гибридов второго поколения от контрольных скрещиваний ♀ Стерлинг × Румынская желтая, ♀ Стерлинг × ♂ Миннесота 13 (желтая) высевались только желтые зерна, а от контрольных скрещиваний ♀ Стерлинг × Венгерская черная, ♀ Стерлинг × ♂ Сахарная черная высевались фиолетовые и черные зерна. В первом и втором случае растения инцухтировались. Как показали наблюдения, во всех контрольных комбинациях растения развили признаки только одного опылителя (табл. 2). На всех початках наряду с зернами отцовского типа были также и зерна материнского типа.

Для получения гибридов F_2 комбинации ♀ Стерлинг × ♂ Румынская желтая + ♂ Венгерская черная высевали три фракции зерен: фиолетовые, желтые и белые с фиолетовыми крапинками. Растения из этих зерен опыляли двумя способами: 1. Самоопыление, 2. Опыление в пределах одной фракции (по окраске зерен). Кроме того, материнский сорт Стерлинг опылили пылью с растений, выращенных из фиолетовых зерен. Разберем подробно потомство растений, полученных из фиолетовых зерен. Всего в опыте было взято 34 растения. Из них 13 подверглись инцухту. При этом 6 растений имели признаки двух опылителей, т. е. на одном и том же початке обнаружили желтые зерна, свойственные отцовскому сорту Румынская желтая и фиолетовые зерна, характерные для отцовского сорта Венгерская черная. 21 растение получено в результате опыления внутри фракции (фиолетовой). Как показали наблюдения, в этом случае 8 растений имели желтые и фиолетовые зерна, т. е. унаследовали признаки двух опылителей.

Затем исходный материнский сорт Стерлинг опылялся пылью, собранной с растений, выращенных из фиолетовых зерен. Таким способом были опылены 20 растений, из них 3 растения с развитыми признаками отцовских сортов. Этот факт также подтверждает, что пыльца гибридных растений, полученных из фиолетовых зерен, несла в себе свойства двух отцов.

Аналогичные результаты были получены и в двух остальных фракциях, т. е. при анализе растений, полученных из желтых и белых с фиолетовыми крапинками зерен. В этом случае нам удалось обнаружить початки с признаками двух опылителей, хотя следует отметить, что таких початков было гораздо меньше, чем в потомстве фиолетовых зерен (табл. 2)

Для получения гибридов F_2 комбинации ♀ Стерлинг × ♂ Миннесота 13 + ♂ Сахарная черная (табл. 2) высеяли три фракции зерен: черные, желтые и белые зерна материнского типа. Растения из этих зерен опылялись теми же способами, что и растения в предыдущей комбинации. Как показали наблюдения, только на 3-х из 9-ти гибридах, полученных из черных зерен путем опыления внутри фракции, (черные зерна) нам удалось обнаружить початки с черными и желтыми зернами, т. е. с признаками двух опылителей, поскольку черная окраска зерна свойственна отцовскому сорту Сахарная черная, а желтая — отцовскому сорту Миннесота 13. Гибридные растения F_2 , по-

Анализ гибридных зерен кукурузы второго поколения

Таблица 2

Комбинация		Скрещивания	Исходное зерно, полученное в год скрещивания	Способ опыления	Число початков			Количество зерен на початках, унаследовавших признаки двух опылителей, в том числе					
♀	♂	♀			Всего	В т. ч. с признаками двух опылителей		фиолетовых черных	%	желтых	%	белых	%
						колич.	%						
Стерлинг (белая)	Румынская (желтая)	Венгерская (черная)	Фиолетовое	Инцухт	13	6	46,1	537	56,5	325	31,2	128	12,3
				В пределах одной фракции	21	8	38,1	1279	57,0	315	15,4	618	27,6
			Желтое	Материнский сорт опылялся пылью с растений, выращенных из фиолетовых зерен	20	3	15,0	237	45,6	56	10,8	226	43,6
				Инцухт	13	1	7,7	7	2,0	274	7,4	82	22,6
				В пределах одной фракции	8	1	12,5	10	21,7	25	51,5	11	23,9
				Инцухт	4	1	25,0	95	44,8	11	5,2	105	50,2
Белое с фиолетовыми крапинками	В пределах одной фракции	6	1	16,6	74	50,0	6	4,0	68	46,0			
	Инцухт	2	0	0	159	53,7	0	0	107	40,3			
Стерлинг (белая)	Миннесота 13 (желтая)	Сахарная (черная)	Черное	В пределах одной фракции	9	3	33,3	371	56,1	72	10,9	219	33,0
				Материнский сорт опылялся пылью с растений, выращенных из черных зерен	18	0	0	1312	28,8	0	0	3329	71,3
Стерлинг (белая)	Румынская (желтая)	Венгерская (черная)	Желтое	Инцухт	3	0	0	0	0	327	13,6	422	53,4
				Белое	10	6	60,0	0	0	132	14,8	80	85,2
			Желтое	Инцухт	11	0	0	0	0	3331	87,6	471	12,4
				Фиолетовое	5	0	0	593	72,4	0	0	223	27,6
			Желтое	Инцухт	5	0	0	0	0	3395	55,1	322	41,9
				Черное	6	0	0	1332	73,4	0	0	411	26,6
Стерлинг (белая)	Миннесота 13 (желтая)	Сахарная (черная)	Черное	В пределах одной фракции	9	3	33,3	371	56,1	72	10,9	219	33,0
				Материнский сорт опылялся пылью с растений, выращенных из черных зерен	18	0	0	1312	28,8	0	0	3329	71,3

лученные из желтых и белых зерен, во всех случаях развили признаки только одного отцовского сорта.

В таблице 3 приведены результаты анализа початков, полученных от опыления белозерного сорта Стерлинг смесью пыльцы сорта Румынская желтая и синезерного сорта Венгерская черная. Эти початки имели свойства обеих отцовских форм, участвующих в скрещивании.

Таблица 3

Анализ по окраске зерен отдельных початков комбинации ♀ Стерлинг ×
♂ Венгерская черная + ♂ Румынская желтая, унаследовавших в
F₂ признаки двух опылителей.

№ растений	Способ опыления	Всего зерен в початке	В том числе					
			окрашенных				белых материнского типа*	
			фиолетовых		желтых			
			коли- чество	%	коли- чество	%	коли- чество	%
1	Инцухт	254	117	46,1	96	37,7	41	16,2
2	"	276	129	46,7	100	36,2	47	17,1
3	"	148	113	76,3	12	8,1	23	15,6
4	"	143	74	51,7	61	42,7	8	5,6
5	"	146	113	77,4	6	4,1	27	18,5
6	"	73	41	56,2	3	4,1	29	39,7
7	В пределах одной фракции	226	127	56,2	88	38,9	11	4,9
8	"	265	136	51,3	66	24,9	63	23,8
9	"	214	155	72,4	12	5,6	47	22,0
10	"	141	100	70,9	25	17,7	16	11,4
11	"	401	219	54,3	51	12,6	134	33,1
12	"	359	187	52,0	48	13,4	124	34,6
13	"	261	131	50,2	42	16,1	88	33,7
14	"	371	224	60,4	12	3,2	135	36,4
15	Материнский сорт опылялся пылью с растений, выращенных из фиолетовых зерен	342	102	29,8	44	12,9	196	57,3
16	"	184	81	44,0	28	15,2	75	40,8
17	"	275	87	31,6	42	15,3	146	53,1

Как видно из таблицы, степень унаследования признаков двух опылителей у различных растений в F₂ неодинакова.

Так например: анализ початков, полученных путем самоопыления, показал, что в 1-ом процент фиолетовых зерен составляет 46,1, в 3-ем—76,3, а в 4-ом—51,7; желтых зерен в 1-ом—37,7, в 3-ем 8,1 и в 4-ом 42,7%. Соответственно белых зерен материнского типа—16,2, 15,6 и 5,6%.

При опылении внутри сорта в початке 7-ом завязалось фиолетовых зерен—56,2, в 10-ом—70,9 и в 13-ом—50,2%, желтых зерен соответственно 38,9, 17,7 16,1% и белых—49, 11,4 и 33,7%.

При опылении исходных материнских растений Стерлинг пылью растений, выращенных из фиолетовых зерен, оказалось, что в початке 15-ом имеется фиолетовых зерен—29,8%, в початке 16-ом—44% и в початке 17-ом—31,6%; соответственно желтых зерен—12,9, 15,2, 15,3%, а белых 57,3, 40,8, 53,1%.

Таким образом, данные, полученные в нашем опыте, дают возможность прийти к следующему заключению:

Степень проявления признаков двух опылителей в каждом отдельном початке и у разных растений и при разных способах опыления проявляется неодинаково. Индивидуальная реакция растений на процесс оплодотворения, осуществляемый смесью пыльцы, в потомстве у одних растений проявляется больше, чем у других.

Институт генетики Академии наук СССР

Поступило 8 X 1956 г.

Օ. Վ. ԹՈՎՄԱՍՅԱՆ

ԵՐԿՈՒ ՓՈՇՈՏԻՉՆԵՐԻ ՀԱՏԿԱՆԻՇՆԵՐԻ ԺԱՌԱՆԳՈՒՄԸ
ԵՔԻՊՏԱՑՈՐԵՆԻ ՍԵՐՆԴՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ու մ

Զվարճիչը մի քանի սպերմիաներով բեղմնավորելու հնարավորությամբ հարցը դրաժում է բխյուղների, բուսարուծությամբ և անասնարուծությամբ պրակտիկների ուշադրությունը:

Մեր աշխատանքի նպատակը կազմում է ծագկափոշու խառնուրդով փոշոտելու հետևանքով եգիպտացորենի երկու հայրական ձևերի հատկանիշները մասանգվելու հետադառու ուսումնասիրությունը:

Աշխատանքները կատարվել են ՄՍՌՄ Գիտությունների ակադեմիայի Գենետիկայի ինստիտուտում 1954 և 1955 թվականներին:

Մեր փորձերի ավյալները հնարավորությամբ են տալիս հանդելու այն եզրակացությունը, որ երկու փոշոտիչների հատկանիշների գրեթե ամասխան յուրաքանչյուր առանձին կողմում, առանձին բույսերի սերնդում և փոշոտման տարրեր եղանակների դեպքում միատեսակ չէ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии, Сельхозгиз, 1941.
2. Երկյան Ա. Ա. և Գ. Ա. Բաբադջանյան «Цветение, опыление и оплодотворение пшеницы», стр. 202, Издательство АН Армянской ССР, 1955.
3. Захарова Г. М. и Товмасян О. В. К вопросу об избирательности оплодотворения у растений, Труды института генетики, т. 21, 1954.
4. Лысенко Т. Д. Агробиология, М., 1952.
5. Мичурин И. В. Сочинения, том. 1, стр. 397, 1948.
6. Саламов А. В. Селекция и семеноводство кукурузы, стр. 111, Сельхозгиз, М., 1954.